云 南 植 物 研 究 2008, 30 (1): 38～46
Acta Botanica Yunnanica DOI: 10.3724/SP. J. 1143. 2008. 07080

# 柳属的叶表皮微形态特征及其分类学意义[*]

陈家辉[1,2], 孙 航[1], 杨永平[1**]
(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室, 云南 昆明 650204;
2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要**: 研究了 29 种柳属 (*Salix*) 植物在扫描电镜下的叶表皮微形态特征。结果表明: 柳属的角质层蜡质纹饰可以划分为: 痂状蜡质层, 壳状平滑蜡质层, 具凸起颗粒的蜡质层, 具颗粒的蜡质层, 锥形纤维体和鳞片状纤维体 6 种类型。其中锥形纤维体和鳞片状纤维体均为柳属所特有的蜡质类型, 后者为前者的变型, 这两种蜡质纹饰类型多见于较为进化的皱纹柳亚属和黄花柳亚属, 故推测其可能为柳属中较为进化的性状。研究还发现气孔有外拱盖扁平和隆起呈脊状 2 种类型。而气孔外拱盖内缘为浅波状的类型仅见于高山和北极的类群中, 因而推测该类型可能同高山和极地的低温等环境有关。气孔外拱盖的形态及其角化的情况以及蜡质类型是稳定的鉴别特征, 对于柳属植物, 尤其是一些表型相似的种类有很好的鉴别作用, 但对于组、亚属的界定作用不大。

**关键词**: 柳属; 叶表皮; 扫描电镜; 微形态特征; 分类学意义
**中图分类号**: Q 944 **文献标识码**: A **文章编号**: 0253 - 2700 (2008) 01 - 038 - 09

# Leaf Epidermal Microfeatures of *Salix* (Salicaceae) under Scanning Electronic Microscope and Its Taxonomical Significance

CHEN Jia-Hui[1,2], SUN Hang[1], YANG Yong-Ping[1**]
(1 *Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography of Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204, China; 2 *Graduate School of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

**Abstract:** This paper presents the leaf epidermal microfeatures of 29 *Salix* species examined under scanning electronic microscope . Our results shown that the wax layer of *Salix* can be further divided into 6 types, crust ( present in *S. cardiophylla*, *S. exigua*, *S. matsudana*, *S. clathrata*, *S. flabellaris*, *S. sinica*, and *S. gordejevii*) , layers with raised granules ( present in *S. paralesia*, *S. babylonica*, *S. myrtillaceae*, and *S. lindleyana*) , smooth film ( present in *S. tetrasperma*, *S. pentandra*, *S. maccalliana*, *S. polaris*, *S. polyadenia*, *S. turczaninowii*, and *S. berberifolia*) , granules ( present in *S. brachista*, *S. rotundifolia*) , conicoids (present in *S. magnifica*, *S. flabellaris*, *S. oreophilla*, *S. souliei*, *S. arctica*, *S. sinica*, *S. variegate*, *S. cheilophila*, and *S. gordejevii*) , and scale-like conicoids ( present in *S. triandra*, *S. alatavica*, and *S. hastata*) . Among them, the subtype of cale-like conicoids and coicoids were found only in both subgenus *Chamaetia* and subgenus *Salix*, two relatively advance subgenera in the genus *Salix*, so we speculate that conicoide is probably an advanced microfeature . We also found the inner margin of outer stomatal ledge was mostly smooth and seldom sinuous, and the later was observed only in the alpine and arctic *Salix* species . The morphology and keratinized of outer stomatal ledge together with wax morphology were relatively constant and quite useful for distinguishing species with similar phenotypes, but little valuable in the discrimination at section or subgenus level .

**Key words:** *Salix*; Leaf epidermis; SEM; Microfeatures; Taxonomical significance

---

[*] **基金项目**: 国家自然科学基金项目 (40332021; 30370118; 30625004)

[**] **通讯作者** Author for correspondence . E-mail: yangyp@mail.kib.ac.cn

**收稿日期**: 2007 - 04 - 12, 2007 - 06 - 15 **接受发表**

**作者简介**: 陈家辉 (1977 - ) 男, 在读博士研究生, 主要从事植物系统学与生物地理学研究。

**柳属** *Salix* L. **全世界约** 520 **种，我国有** 275 **种，绝大多数种类分布在北半球温带，少数种类分布到南美洲和非洲的南部，仅澳大利亚和新西兰无自然分布**（Skvortsov，1968；**方振富等**，1999；**吴征镒等**，2003）。**柳属是分类极为困难的植物类群之一，其原因是：柳属为葇花序，花部形态简单，能提供的用于分类的特征少；柳属的种间或居群间特征变异大，而普遍的自然杂交现象使得种间的形态界限更加模糊；柳属为雌雄异株，而且雌、雄花开放、叶长出的时间往往不一致，因而很难在同一个植株或个体上看到一个种的所有特征。因此，仅有外部形态性状常难以很好地解决其分类学问题，有必要收集相关学科研究的成果和资料。叶表皮在电镜扫描下的微形态特征，如保卫细胞的形态、气孔外拱盖特征、蜡质纹饰的特征是稳定的鉴定特征，对于种间、居群间、甚至属间的区分有很好的作用**（WilKinson，1979；Fahn，1982；Barthlott **等**，1998）。

**但叶表皮微形态特征的分类意义也曾引起广泛争议**（Stebbins and Khush，1961；Wilkison，1979；Baranova，1987，1992）。Culter and Brandham（1977）**及** Culter（1979）**基于大量的实验结果认为叶表皮微形态特征受遗传因子的强烈控制，具丰富的系统学信息，近年来，叶表皮特征的研究受到更多的关注**（Payne，1979；Stace，1984；Stuessy，1990）。**一致认为，叶表皮的微形态特征对种或属的鉴定、分类或探讨与之相关的系统发育都是有用的**（Jones，1986；Baranova，1992；Stace，1984）。

Mashima（1970）**研究了** 48 **种柳属植物叶片的气孔形态，依据副卫细胞的数目描述了** 19 **种气孔类型**；Binns and Blunden（1980）**对英国的一些柳属种及杂交种进行了叶解剖学研究。常朝阳和于兆英**（1989）**研究了国产（主要是西北地区）柳属** 52 **个种及** 6 **个变种的叶表皮特征**；Jeník and Kubiková（1963），Argus（1965）**对两种垫状柳，长白柳组的** *S. herbacea* L. **以及绿叶柳组**（*Glaucae*）**的** *S. glauca* L. **复合群进行了详细的叶解剖研究**；Pataky（1967）**比较了** *S. alba* L.，*S. fragilis* L. **以及** *S. arbuscula* L. **的叶表皮特征。但关于柳属扫描电镜下的叶表皮微形态特征的研究并不多**，Tomaszewski（2004）**对** 4 **种欧洲柳属植物的蜡质层的形态进行了详细的描述**；Amelunxen **等**（1967），Martini and Paiero（1988），Paiero **等**（1984）**也报导了几种欧洲柳属植物的叶表皮微形态特征。以上这些研究都表明叶表皮微形态特征有重要的分类学意义，对柳属类群，尤其是一些表型相似类群的鉴定有很好的作用，并具一定的系统学意义。**

**为了探讨扫描电镜下叶表皮微形态特征的分类学意义，我们以未进行过叶表皮电镜扫描研究的中国柳属为主要研究对象。青藏垫柳组** sect. *Lindleyanae* **和长白柳组** sect. *Retusae* **是柳属中分类最为困难的两个类群，其组内各种间的表型极为相似，我们以此探讨扫描电镜下叶表皮微形态特征对于一些表型极为相似的种类的鉴别作用。本研究的目的有三：一是填补中国柳属植物叶表皮扫描电镜研究的空白，二是通过本研究为柳属植物的分类积累叶表皮微形态学资料，三是探讨扫描电镜下叶表皮微形态特征对于柳属的分类及系统学意义。**

## 1　材料和方法

### 1.1　材料来源

本文依据 Skvortsov（1968）的柳属分类系统，组的区分参考《中国植物志》（方振富等，1999），从柳属所有3个亚属的主要代表类群中选取18组29种植物，其中26种材料采于中国，2种采于北美，1种采于北极地区，其中青藏垫柳组7种，长白柳组4种。材料采集地及凭证标本存放地见表1。

### 1.2　方法

用于扫描电镜观察的叶片为发育完全的成熟叶片，取叶片中部的部分用于观察。材料为野外采集或取自腊叶标本。为避免对蜡质层的形态的影响，扫描电镜材料未经任何处理，直接将取于叶片中部的约1 cm×1 cm大小的样品用双面胶纸粘贴于样品台上，将灰尘吹去后镀膜，在KYKY-1000B扫描电镜下观察照相，仅观察了下表皮。

### 1.3　研究术语

由于扫描电镜下植物的叶表皮微形态特征较为复杂，难以进行定量的分析，也很难只用一套术语进行完全的描述，而可以描述的特征（如气孔外拱盖形态、气孔隆起或下沉、气孔的形态、角质层的形态、蜡质类型等）也较多（WilKinson，1979；Fahn，1982；Barthlott等，1998）。基于柳属植物叶表皮一般都有较多的蜡质，因此我们选择了较为稳定且容易观察的3个特征：气孔

表 1　材料来源

Table 1　Material and sources

| 类群 Taxon | 采集地及海拔<br>Locality and altitude | 凭证标本及存放地<br>Voucher specimen and herbarium |
|---|---|---|
| Subgen. *Salix* | | |
| *S. tetrasperma* (sect. *Tetraspermae*) | 云南西双版纳，1 950 m | 张德全等；KUN |
| *S. cardiophylla* (sect. *Urbanianae*) | 日本东北大学植物园，71 m | Takahisa Tanaka；KUN |
| *S. pentandra* (sect. *Pentandrae*) | 黑龙江伊春小兴安岭，700 m | 陈家辉 135；KUN |
| *S. triandra* (sect. *Amygdalinae*) | 吉林长白山，700 m | 陈家辉 136；KUN |
| *S. babylonica* (sect. *Salix*) | 云南昆明植物园，1 900 m | 陈家辉 107；KUN |
| *S. matsudana* (sect. *Salix*) | 云南昆明植物园，1 900 m | 陈家辉 108；KUN |
| *S. exigua* (sect. *Longifoliae*) | 美国 New Hampshire，80 m | 陈家辉 203；KUN |
| *S. maccalliana* (sect. *Maccallianae*) | 美国 New Hampshire，80 m | 陈家辉 204；KUN |
| Subgen. *Chamaetia* | | |
| *S. myrtillaceae* (sect. *Magnificae*) | 西藏类乌齐，4 300 m | 陈家辉 081；KUN |
| *S. magnifica* (sect. *Magnificae*) | 四川冕宁，2 500 m | 陈家辉 157；KUN |
| *S. brachista* (sect. *Lindleyanae*) | 云南丽江玉龙雪山，3 200 m | 陈家辉 067；KUN |
| *S. clathrata* (sect. *Lindleyanae*) | 云南中甸天宝雪山，4 000 m | 陈家辉 055；KUN |
| *S. flabellaris* (sect. *Lindleyanae*) | 云南中甸哈巴雪山，4 330 m | 陈家辉 058；KUN |
| *S. gyirongensis* (sect. *Lindleyanae*) | 西藏聂拉木，3 750 m | 俞德俊 19014；KUN |
| *S. lindleyana* (sect. *Lindleyanae*) | 云南德钦白马雪山，4 350 m | 陈家辉 057；KUN |
| *S. oreophila* (sect. *Lindleyanae*) | 云南贡山高黎贡山，4 210 m | 陈家辉 059；KUN |
| *S. souliei* (sect. *Lindleyanae*) | 云南丽江羊子脑壳，4 200 m | 陈家辉 060；KUN |
| *S. polaris* (sect. *Retusae*) | 挪威斯瓦尔巴德，500 m | 武素功，杨永平 2002061；KUN |
| *S. polyadenia* (sect. *Retusae*) | 吉林长白山，2 400 m | 宗占江 0501；KUN |
| *S. rotundifolia* (sect. *Retusae*) | 吉林长白山，2 400 m | 孟盈，张挺；KUN |
| *S. turczaninowii* (sect. *Retusae*) | 新疆天山，2 700 m | 刘国全等，1980；KUN |
| *S. alatavica* (sect. *Glaucae*) | 新疆青河阿尔泰山，2 900 m | 郎楷永等 382；KUN |
| *S. arctica* (sect. *Diplodictyae*) | 新疆布尔津，2 800 m | 保尔江 403；KUN |
| *S. berberifolia* (sect. *Myrtosalix*) | 新疆喀纳斯，2 670 m | 陈家辉 117；KUN |
| Subgen. *Vetrix* | | |
| *S. hastata* (sect. *Hastatae*) | 新疆喀纳斯，1 750 m | 陈家辉 118；KUN |
| *S. sinica* (sect. *Vetrix*) | 甘肃，2 200 m | 王庭平 4592；KUN |
| *S. variegata* (sect. *Variegatae*) | 云南丽江，2 100 m | 陈家辉 163；KUN |
| *S. cheilophila* (sect. *Cheilophilae*) | 山西，1 500 m | 黄河队 942；KUN |
| *S. gordejevii* (sect. *Flavidae*) | 内蒙，1 100 m | 黎士英 241；KUN |

外拱盖内缘的形态，气孔形态及蜡质类型，所用术语参考 Wilkinson (1979)，Fahn (1982)，Barthlott (1998)。

## 2　观察结果

对气孔外拱盖内缘、气孔形态以及蜡质纹饰的类型进行了观察，详细的观察结果见表 2。

气孔外拱盖内缘：在我们观察的柳属种类中可以分为近平滑和浅波状两种，大部分种类为近平滑。只有 8 种的为浅波状 *S. clathrata*（图版Ⅰ：13），*S. flabellaris*（图版Ⅰ：14），*S. oreophilla*（图版Ⅰ：17），*S. polaris*（图版Ⅱ：19），*S. rotundifolia*（图版Ⅱ：21），*S. alatavica*（图版Ⅱ：23），*S. arctica*（图版Ⅱ：25），*S. berberifolia*（图版Ⅱ：31）。另有 2 种的气孔因蜡质层覆盖而无法观察。

气孔形态：主要观察和描述了气孔外拱盖的形态。在我们所观察的种中，气孔外拱盖有扁平（有 12 种）和隆起呈脊状（有 10 种）两种，并且所有种的气孔外拱盖都存在或多或少的角化现象，有 2 种（*S. cardiophylla*，*S. babylonica*）的气孔外拱盖外围具隆起的脊。

角质层蜡质纹饰：我们观察到了 6 种蜡质纹饰：痂状蜡质层（7 种，图版Ⅰ：1，6，8，13，14；图版Ⅱ：26，30），壳状平滑蜡质层（7 种，图版Ⅰ：2，4，9；图版Ⅱ：19，20，22，31），具凸起颗粒的蜡质层（4 种，图版Ⅰ：3，11，15），具颗粒的蜡质层（2 种，图版Ⅰ：12；图版Ⅱ：21），锥形纤维体（9 种，图版Ⅰ：5，14，16～18；图版Ⅱ：24～30），以及鳞片状纤维体（3 种，图版Ⅰ：5；图版Ⅱ：23，32）。其中前 4 种蜡质类型的确定依据 Wilkinson (1979) 以及 Barthlott (1998)，而锥形纤维体（Conicoids）较为特殊，由 Tomaszewshi (2004) 首先命名，其形

表2　扫描电镜下柳属植物叶表皮的微形态特征

Table 2　Leaf epidermal microfeatures of *Salix* under SEM

| 类群 Taxon | 气孔外拱盖内缘 Inner mangin of outer stomatal rim | 气孔形态 Shape of stomata | 蜡质形态 Shape of wax | 图版 Plate |
|---|---|---|---|---|
| *S. cardiophylla* | 近平滑 | 气孔外拱盖扁平，内缘角化. 其周围有一圈隆起的脊 | 痂状蜡质层 | 图版Ⅰ：1 |
| *S. tetrasperma* | 近平滑 | 气孔外拱盖扁平，内缘及部分外缘具轻微角化 | 壳状平滑的蜡质层 | 图版Ⅰ：2 |
| *S. paralesia* | 近平滑 | 气孔外拱盖内缘角化，外缘为蜡质覆盖 | 具凸起颗粒的蜡质层 | 图版Ⅰ：3 |
| *S. pentandra* | 近平滑 | 气孔外拱盖扁平，内缘的一侧及另一侧的部分角化 | 壳状平滑的蜡质层 | 图版Ⅰ：4 |
| *S. triandra* | 近平滑 | 气孔外拱盖隆起呈脊状，角化且两侧的角化程度不一致 | 鳞片状纤维体 | 图版Ⅰ：5 |
| *S. exigua* | 近平滑 | 气孔外拱盖隆起，深度角化 | 痂状蜡质层，并有细小颗粒 | 图版Ⅰ：6 |
| *S. babylonica* | 近平滑 | 气孔外拱盖隆起呈脊状，一侧角化. 其周围有隆起的脊 | 具凸起颗粒的蜡质层 | 图版Ⅰ：7 |
| *S. matsudana* | 近平滑 | 气孔外拱盖为蜡质覆盖 | 痂状蜡质层 | 图版Ⅰ：8 |
| *S. maccalliana* | 近平滑 | 气孔外拱盖扁平，内缘角化 | 壳状平滑的蜡质层 | 图版Ⅰ：9 |
| *S. magnifica* | 近平滑 | 气孔外拱盖隆起呈脊状，角化 | 锥形纤维体 | 图版Ⅰ：10 |
| *S. myrtillaceae* | 近平滑 | 气孔外拱盖大部分为蜡质覆盖，角化 | 具凸起颗粒的蜡质层 | 图版Ⅰ：11 |
| *S. brachista* | 近平滑 | 气孔外拱盖一侧扁平，一侧隆起呈脊状，部分角化 | 具颗粒的蜡质层 | 图版Ⅰ：12 |
| *S. clathrata* | 浅波状 | 气孔外拱盖为蜡质覆盖 | 痂状蜡质层 | 图版Ⅰ：13 |
| *S. flabellaris* | 浅波状 | 气孔外拱盖隆起呈脊状，角化 | 痂状蜡质层，并有少量的锥形纤维体 | 图版Ⅰ：14 |
| *S. lindleyana* | — | 气孔为蜡质层覆盖 | 具凸起颗粒的蜡质层 | 图版Ⅰ：15 |
| *S. oreophilla* | 浅波状 | 气孔外拱盖隆起呈脊状，角化 | 锥形纤维体 | 图版Ⅰ：16，17 |
| *S. souliei* | — | 气孔为蜡质层覆盖 | 锥形纤维体 | 图版Ⅰ：18 |
| *S. polaris* | 浅波状 | 气孔外拱盖扁平，内缘角化 | 壳状平滑的蜡质层 | 图版Ⅱ：19 |
| *S. polyadenia* | 近平滑 | 气孔外拱盖扁平，内缘部分角化 | 壳状平滑的蜡质层 | 图版Ⅱ：20 |
| *S. rotundifolia* | 浅波状 | 气孔外拱盖扁平，内缘角化 | 具颗粒蜡质层 | 图版Ⅱ：21 |
| *S. turczaninowii* | 近平滑 | 气孔外拱盖扁平，内缘角化 | 壳状平滑的蜡质层 | 图版Ⅱ：22 |
| *S. alatavica* | 浅波状 | 气孔外拱盖扁平，内缘角化 | 鳞片状纤维体 | 图版Ⅱ：23 |
| *S. arctica* | 浅波状 | 气孔外拱盖隆起呈脊状，轻微角化 | 锥形纤维体 | 图版Ⅱ：24，25 |
| *S. sinica* | 近平滑 | 气孔外拱盖扁平，内缘角化 | 痂状蜡质层，并有少量的锥形纤维体 | 图版Ⅱ：26 |
| *S. variegata* | 近平滑 | 气孔外拱盖隆起呈脊状，角化 | 锥形纤维体 | 图版Ⅱ：27，28 |
| *S. cheilophila* | 近平滑 | 气孔外拱盖隆起呈脊状，角化 | 锥形纤维体 | 图版Ⅱ：29 |
| *S. gordejevii* | 近平滑 | 气孔外拱盖隆起呈脊状，角化 | 痂状蜡质层，并有少量的锥形纤维体 | 图版Ⅱ：30 |
| *S. berberifolia* | 浅波状 | 气孔外拱盖扁平，内缘部分角化 | 壳状光滑的蜡质层 | 图版Ⅱ：31 |
| *S. hastata* | 近平滑 | 气孔外拱盖隆起呈脊状，大部分角化 | 鳞片状纤维体 | 图版Ⅱ：32 |

状为圆锥形，由在顶部聚合的蜡质纤维体构成。这种蜡质类型只存在于柳属中，被认为是柳属特有的蜡质类型，我们的研究也观察到这种蜡质纹饰，并发现了这种蜡质类型的一种新的变型，即纤维体的顶部不是聚合为一点而是呈大块的鳞片状，我们称之为鳞片状纤维体。

## 3　讨论

根据结果进行分析可以看出，叶表皮微形态特征是一个较好的分类性状。检索表区别如下：

1．气孔外拱盖浅波状。
　2．气孔外拱盖隆起呈脊状。
　　3．蜡质纹饰为锥形纤维体。
　　　4．气孔外拱盖完全角化 ………………………………………………………………… *S. oreophilla*
　　　4．气孔外拱盖仅内缘有轻微角化……………………………………………………… *S. arctica*
　　3．蜡质纹饰为痂状蜡质层，并有少量纤维体 ………………………………………… *S. flabellaris*
　2．气孔外拱盖扁平或为蜡质覆盖而不清楚。

5．壳状光滑的蜡质层。
6．内缘完全角化……………………………………………… *S. polaris*
6．内缘约1/2角化 …………………………………………… *S. berberifolia*
5．非壳状光滑的蜡质层。
7．具颗粒的蜡质层 …………………………………………… *S. rotundifolia*
7．鳞片状蜡质层 ……………………………………………… *S. alatavica*
1．气孔外拱盖近平滑。
8．气孔外拱盖隆起呈脊状。
9．具锥形纤维体或鳞片状纤维体。
10．具锥形纤维体。
11．仅有锥形纤维体。
12．气孔较小（长轴面长度约 17 μm） ……………………… *S. cheilophilla*
12．气孔较大（长轴面长度长于 30 μm）。
13．气孔外拱盖之间的缝隙较宽，可见气孔内拱盖 ………… *S. magnifica*
13．气孔外拱盖之间的缝隙窄，气孔内拱盖不可见 ………… *S. veriagata*
11．除锥形纤维体外还有痂状蜡质层 ……………………… *S. gordejevii*
10．具鳞片状纤维体。
14．气孔外拱盖一侧完全角化，另一侧仅部分角化 ………… *S. triandra*
14．气孔外拱盖两侧角化程度一致 ………………………… *S. hastata*
9．为其它蜡质类型。
15．气孔外拱盖周围具隆起的脊 …………………………… *S. babylonica*
15．气孔外拱盖周围无隆起的脊。
16．具痂状蜡质层 …………………………………………… *S. exigua*
16．具颗粒的蜡质层 ………………………………………… *S. brachista*
8．气孔外拱盖扁平。
17．气孔为蜡质覆盖。
18．具锥形纤维体 …………………………………………… *S. souliei*
18．不具锥形纤维体。
19．具痂状蜡质层 …………………………………………… *S. matsudana*
19．具凸起颗粒的蜡质层 …………………………………… *S. lindleyana*
17．气孔不为蜡质覆盖。
20．壳状平滑的蜡质层。
21．气孔外拱盖仅内缘角化。
22．气孔外拱盖内缘均匀角化。
23．气孔外拱盖内缘完全角化 ……………………………… *S. maccalliana*
23．气孔外拱盖内缘约 1/2 有轻微角化 …………………… *S. turczaninowii*
22．气孔外拱盖内缘部分角化。
24．气孔侧边具条纹状隆起的脊 …………………………… *S. pentandra*
24．气孔侧边不具条纹状隆起的脊 ………………………… *S. polyadenia*
21．气孔外拱盖内缘及约1/4 外缘角化 …………………… *S. tetrasperma*
20．其它蜡质类型。
25．具凸起颗粒的蜡质层 …………………… *S. paralesia* 或 *S. myrtillaceae*
25．具痂状蜡质层。
26．气孔外拱盖周围具隆起的脊……………………………… *S. cardiophylla*
26．气孔外拱盖周围不具隆起的脊 ………………………… *S. sinica*

蜡质层是覆盖于角质层上的一层疏水物质，广泛存在于植物界。在光学显微镜下，蜡质层看起来大都是光滑的，而在扫描电镜下蜡质纹饰的微形态有很高的多样性，而蜡质的有无和多寡是

极为有用的鉴定性状（Wilkinson，1979）。在所研究的柳属种类中，我们都观察到了蜡质层，这些蜡质类型可以分为6种。其中锥形纤维体（Conicoids）和我们发现的鳞片状纤维体较为特殊，这两种蜡质纹饰目前仅存在于柳属中。Tomaszewski（2004）认为锥形纤维体是柳属特有的蜡质类型，可作为柳属的一个鉴定特征，同样的，与锥形纤维体稍有区别的鳞片状纤维体目前也仅在柳属中被发现，因而也可以作为柳属的鉴别特征。

从形态上看，这两种蜡质类型并没有本质的区别，在一些种中有这两种蜡质类型的过渡类型（如 *S. arctica*，图版Ⅱ：25；*S. variegata*，图版Ⅱ：27），即纤维体的顶部不聚合为一点，也不聚合为大块的鳞片状，而是较小的鳞片状，Tomaszewski（2004）仍然将其作为锥形纤维体。因此，我们认为鳞片状纤维体是锥形纤维体的一种变型。为便于讨论，这里我们将这两种蜡质纹饰统称为纤维体，纤维体大部分存在于皱纹柳亚属 subgenus *Chamaetia* 和黄花柳亚属 subgenus *Vetrix*，而柳亚属 subgenus *Salix* 仅见于 *S. triandra* 中，从过去的研究（Wilkinson，1979；Tomaszewski，2004）来看，纤维体在柳亚属中也是很少见的，Tomaszewski（2004）推测柳属各类群的原始种类不具有纤维体的蜡质纹饰。从我们的研究来看，纤维体大部分都存在于皱纹柳亚属和黄花柳亚属，而这两个亚属较柳亚属更为进化（Skvortsov，1968），而柳亚属中存在纤维体的种类都是该亚属中较为进化的种类（Szafer，1959；Skovrtsov，1968；Tomaszewski，2004），因此，我们推测，纤维体（包括锥形纤维体和鳞片状纤维体）是柳属中较为进化的一个性状。

蜡质类型是一种很稳定的鉴别特征，对于一些表型极为相似的种类往往可起到很好的区分作用（Wilkinson，1979）。如青藏垫柳组的 *S. lindleyana*，*S. souliei*，*S. clathrata* 是3个极为相似的种，均具有垫状，叶小、全缘，子房无柄等特征。其主要的区别是 *S. lindleyana* 的叶较其它两种狭长，叶柄也较长，而 *S. clathrata* 的枝条有较多的节而呈栅栏状，*S. souliei* 的叶背面苍白色，其中 *S. souliei* 和 *S. clathrata* 的区分尤为困难，因为 *S. souliei* 有时也具有较多的节而 *S. clathrata* 的背面也带白色，而它们在叶形上几乎是一样的。通过查阅大量的标本，我们对这3个种是否应该合并有很大的疑问。然而在扫描电镜下，这3个种的叶表皮蜡质类型完全不一样，*S. lindleyana* 为具凸起颗粒的蜡质层，*S. souliei* 为锥形纤维体，而 *S. clathrata* 为痂状蜡质层，因此，叶表皮微形态研究证明这3个种都是好种。

气孔的形态：气孔外拱盖扁平还是隆起、角质化情况属稳定的特征，可作为种或种下分类群的区分依据（Wilkinson，1979；Fahn，1982）。在我们观察的材料中，气孔外拱盖隆起呈脊状或扁平及其角质化情况呈现出了很高的多样性，对于种的区分有很好的作用，尤其是对于一些外部形态难以区分的种类鉴别很有意义。如青藏垫柳组的 *S. brachista* 和 *S. oreophilla* 也是形态极为相似的两个种，只能根据叶片大小和叶缘的锯齿等一些小的差别对这两个种进行区分。但在扫描电镜下，这两个种的气孔形态有很大的差别，*S. brachista* 的气孔一侧扁平而另一侧隆起呈脊状、部分角化；而 *S. oreophilla* 气孔两侧都隆起呈脊状、边缘全部角化。

大部分所研究种类的气孔外拱盖内缘为近平滑，只有8种为浅波状（占所观察种数的29.6%），这8种均隶属于皱纹柳亚属，其中7种为青藏垫柳组和长白柳组的种；除 *S. polaris* 外都是高山类群。*S. polaris* 生长于北极地区，与其它的7种高山种类具有相似的生境（如低温、风大、生长期短、土壤贫瘠等）。因此我们推测气孔外拱盖浅波状这一特征可能与生境有一定的相关性，内缘为浅波状的气孔外拱盖可能对柳属高山以及极地环境的种类具有指示作用。

研究还发现，扫描电镜下的叶表皮微形态特征可用于检验一些柳属类群的分类处理问题。如《Flora of China》（方振富等，1999）中 *S. polyadenia* 与 *S. rotundifolia* 被合并为一个种，但我们认为两者间形态差别较大，《Flora of China》中将两个种的合并值得商榷。我们的研究表明，这两个种在扫描电镜下的叶表皮微形态差别较大，*S. rotundifolia* 具颗粒的蜡质层，而 *S. polyadenia* 具壳状平滑的蜡质层且气孔侧边具条纹状隆起的脊，因此不支持对这两个种合并的分类处理。

由此看来，扫描电镜下的叶表皮微形态特征

对柳属的种间鉴别有很好的作用。对于如青藏垫柳组和长白柳组等组内种类极为相似的类群也显示出很好的区分作用。纤维体（包括锥形纤维体和鳞片状纤维体）是柳属特有的一种蜡质类型，可能是一种进化的特征，也可能与柳属的演化相关。研究还发现，扫描电镜下柳属植物的叶表皮微形态特征对于组以及亚属的界定没有太大的价值。此外，气孔外拱盖内缘的形态特征可能同环境存在明显的相关性，有特殊的生态学意义。

**致谢** 中国科学院昆明植物研究所标本馆（KUN）、日本东北大学植物园提供研究材料。中国科学院昆明植物研究所樊熙楷先生在扫描电镜观察方面给予的帮助。

## 〔参 考 文 献〕

吴征镒，路安民，汤彦承等，2003. 中国被子植物科属综论［M］. 北京：科学出版社

Amelunxen F, Morgenroth K, Picksak T, 1967. Untersuchungen an der epidermis mit dem Stereoscan-Elektronenmikroskop［J］. *Z Pflanzenphysiol*, **57**: 79—95

Argus GW, 1965. The taxonomy of the *Salix glauca* complex in North America［J］. *Contribution from the Gray Herbarium of Harvard University*, **196**: 1—142

Baranova M, 1992. Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants［J］. *Bot Rev*, **58**: 49—99

Baranova MA, 1987. Historical development of the present classification of morphological type of stomatas［J］. *Bot Rev*, **53**: 53—79

Barthlott W, Neinhuis C, Cutiler D *et al.*, 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes［J］. *Bot J Linn Soc*, **126**: 237—260

Binns WW, Blunden G, 1980. Comparative leaf anatomy of *Salix* species and hybrids［J］. *Bot J Linn Soc*, **81**: 205—214

Chang ZY (常朝阳), Yu ZY (于兆英), 1989. Studies on leaf epidermal features of the genus *Salix* L.［J］. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), **9** (3): 151—161

Culter DF, 1979. Leaf surface studies in *Aloe* and *Hawoorthia* species (Liliaceae): taxonomic implications［J］. *Trop Subtrop Pflanzenwelt* (Acad Wiss Lit Mainz), **28**: 449—471

Culter DF, Brandham PE, 1977. Experimental evidences for the genetic control of leaf surface characters in hybrid *Aloineae* (Liliaceae)［J］. *Kew Bull*, **32**: 23—42

Fahn A, 1982. Plant Anatomy［M］. New York: Pergamon Press, 144—164

Fang ZF (方振富), Zhao SD (赵士洞), Skvortsov AK, 1999. Flora of China［M］, Volume 4. Beijing: Science Press, 162—274

Jeník J, Kubikková J, 1963. Contribution to the ecology of *Salix herbacea* L.［J］. *J Ind Bot Soc*, **42**: 281—290

Jones JH, 1986. Evolution of the Fagaceae: the implications of foliar features［J］. *Ann Miss Bot Gar*, **73**: 228—275

Martini F, Paiero P, 1988. I salici d'Italia［M］. Edizioni Lint, Trieste

Mashima M, 1970. On stomatal complex of Salicaceous plants (2) ontogeny and pattern of organization［J］. *Mem Fac Educ Shiga Univ* (Nat Sci), **20**: 55—65

Paiero P, Mariani P, Marzi M, 1984. Preliminary observations on mircrofeatures of leaf surface in *Salix* species［J］. *G Bot Ital*, **118**: 84—85

Pataky S, 1967. Comparison of Delpino Ameniflorae on the basis of the structure of leaf epidermis［J］. *Acta Bio Szeged* (New Series), **13**: 19—30

Payne WW, 1979. Stomata pattern in embryophytes: their evolution, ontogeny and classification［J］. *Taxon*, **29**: 117—132

Skvortsov AK, 1968. Willows of Russia and Adjacent Countries, Taxonomical and Geographical Revision［M］. Joensuu: University of Joensuu, **1999**: 1—307

Stace CA, 1984. The Taxonomic Importance of Leaf Surface［A］. In: Heywod VH, Moore DM, eds. Current Concepts in Plant Taxonomy［M］. London: Academic Press, 67—94

Stebbins GL, Khush GS, 1961. Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny［J］. *Amer J Bot*, **48**: 51—59

Stuessy TF, 1990. Plant Taxonomy: the Systematic Evalution of Comparative Data［M］. New York: Columbia University Press, 218—232

Szafer W, 1959. Rodowody Drzew w Swietle Ewolucji［M］. Szczecin: Szczecinskie Towarzystwo Naukowe

Tomaszwski D, 2004. The wax layer and its morphological variability in four European *Salix* species［J］. *Flora*, **199**: 320—326

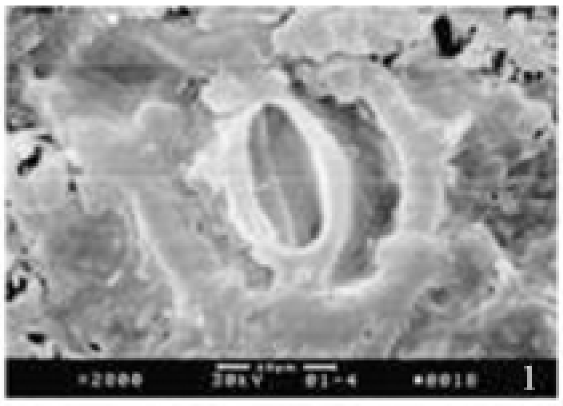
Wilkinson HP, 1979. The Plant Surface (mainly leaf)［A］. In: Metcalfe CR, Chalk L eds, Anatomy of the Dicotyledons, second edition［M］. Oxford: Clarendon Press, Volume I: 97—117

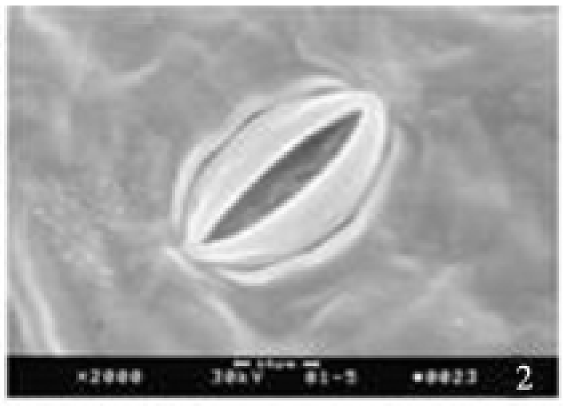
## Explanation of Plates

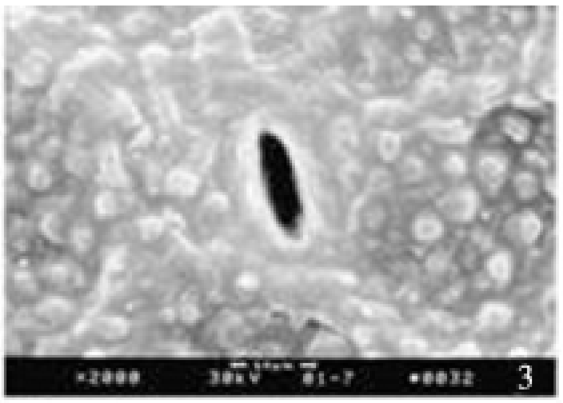
**Plate Ⅰ**: 1 - 18 1. *S. cardiophylla*; 2. *S. tetrasperma*; 3. *S. paralesia*; 4. *S. pentandra*; 5. *S. triandra*; 6. *S. exigua*; 7. *S. babylonica*; 8. *S. matsudana*; 9. *S. maccalliana*; 10. *S. magnifica*; 11. *S. myrtillacea*; 12. *S. brachista*; 13. *S. clathrata*; 14. *S. flabellaris*; 15. *S. lindleyana*; 16 - 17. *S. oreophilla*; 18. *S. souliei*

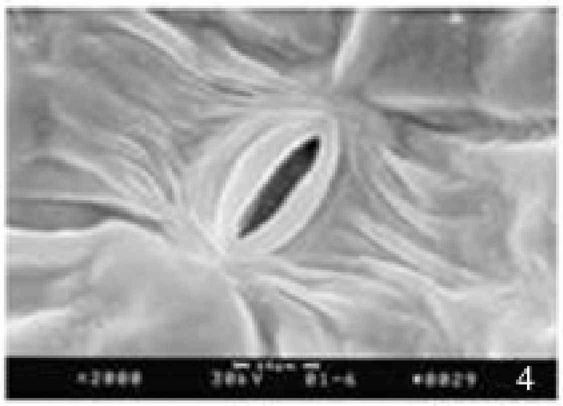
**Plate Ⅱ**: 19 - 32 19. *S. polaris*; 20. *S. polyadenia*; 21. *S. rotundifolia*; 22. *S. turczaninowii*; 23. *S. alatavica*; 24 - 25. *S. arctica*; 26. *S. sinica*; 27 - 28. *S. variegata*; 29. *S. cheilophila*; 30. *S. gordejevii*; 31. *S. berberifolia*; 32. *S. hastata*

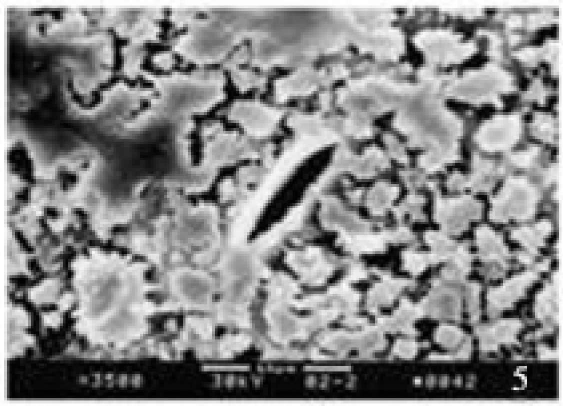
## 陈家辉等：图版 I　　CHEN Jia-Hui *et al*.: Plate Ⅰ

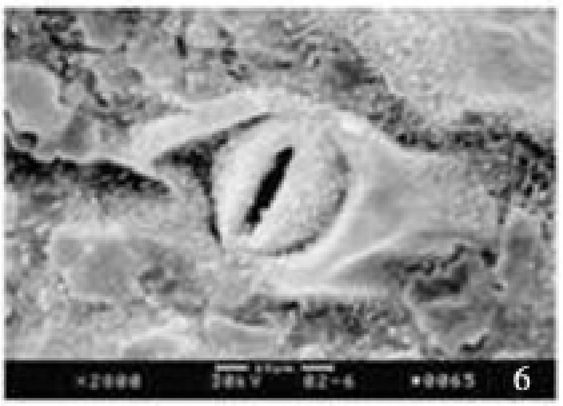

1

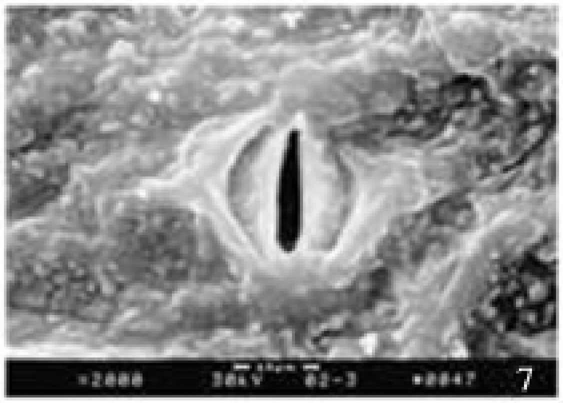

2

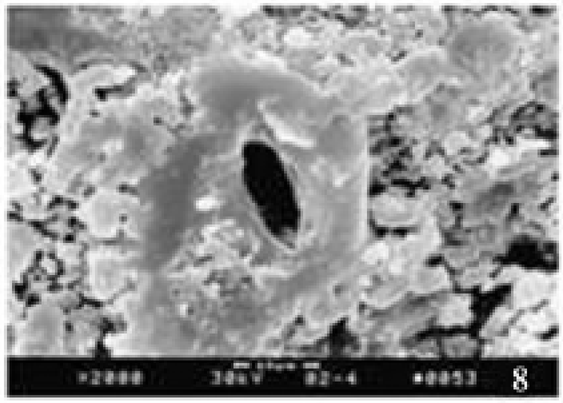

3

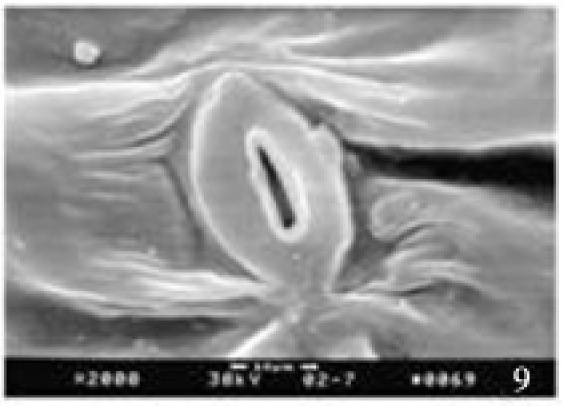

4

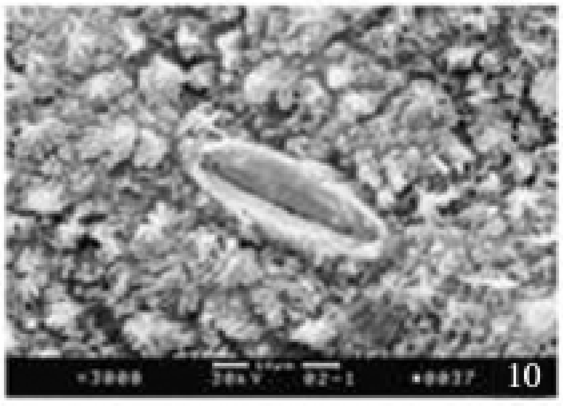

5

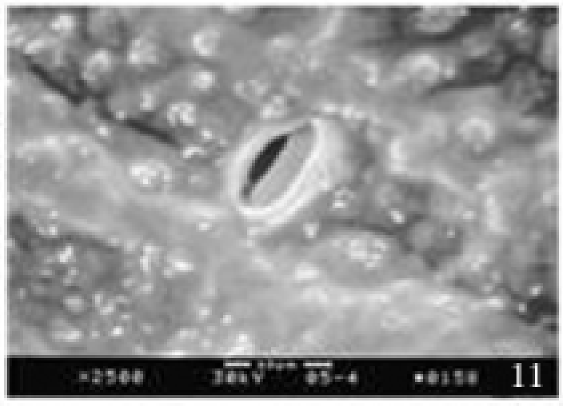

6

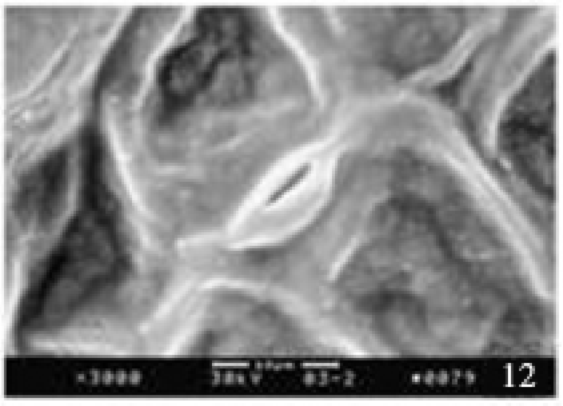

7

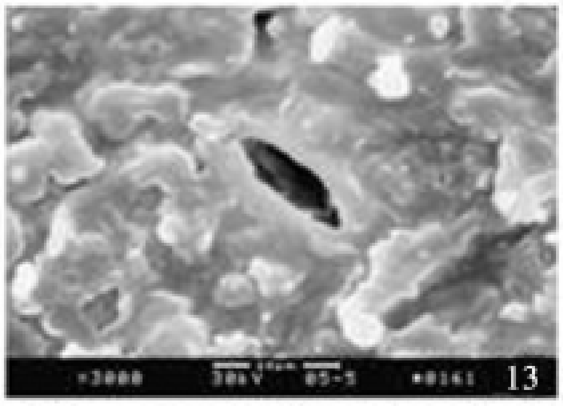

8

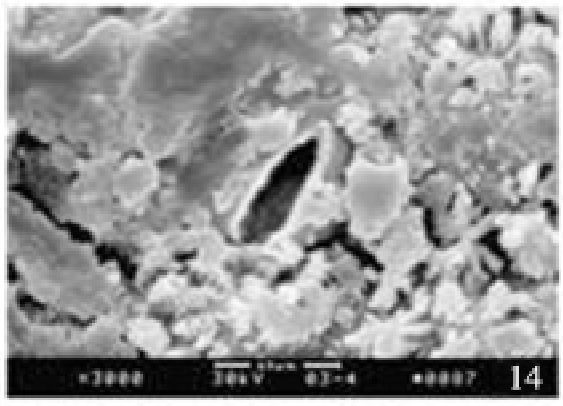

9

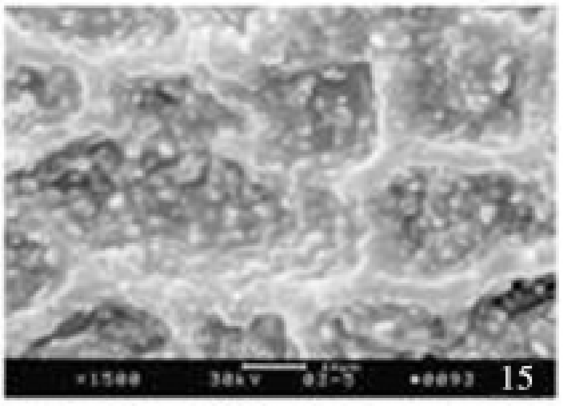

10

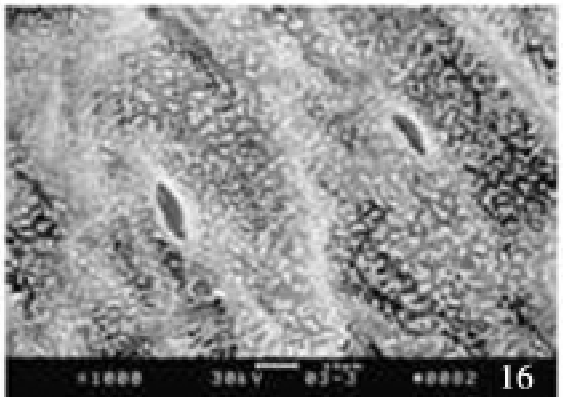

11

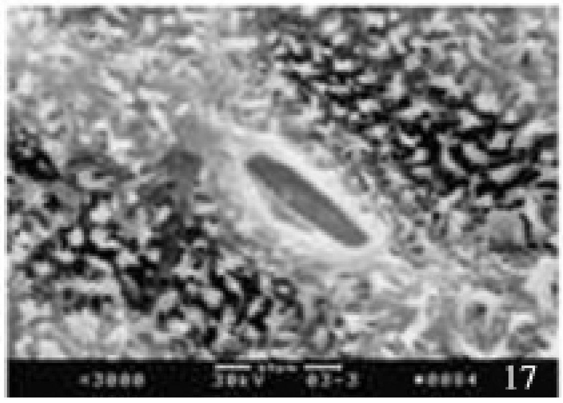

12

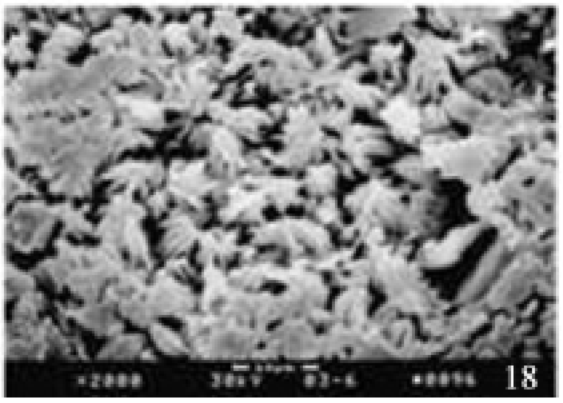

13


14

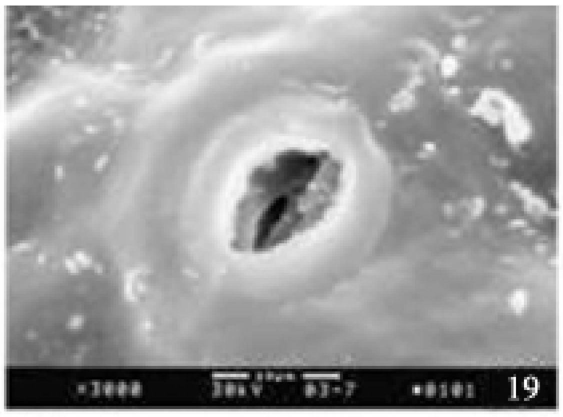

15

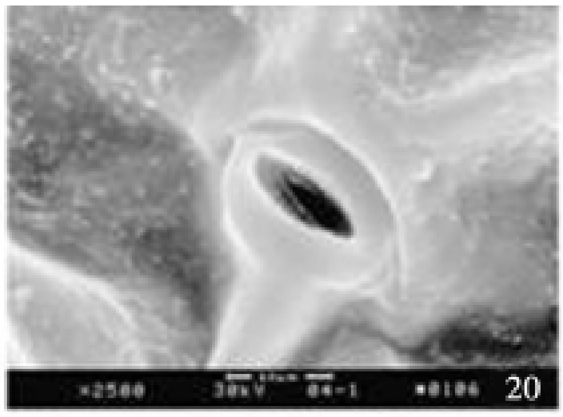

16

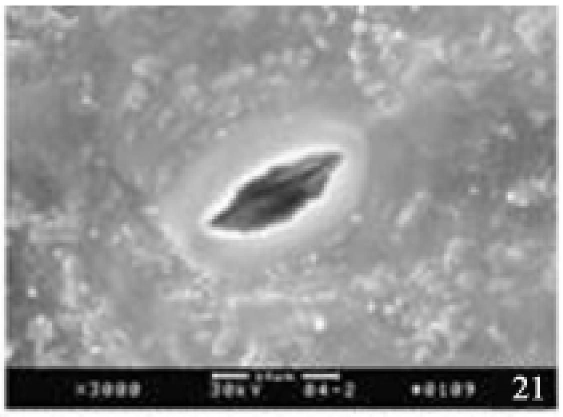

17

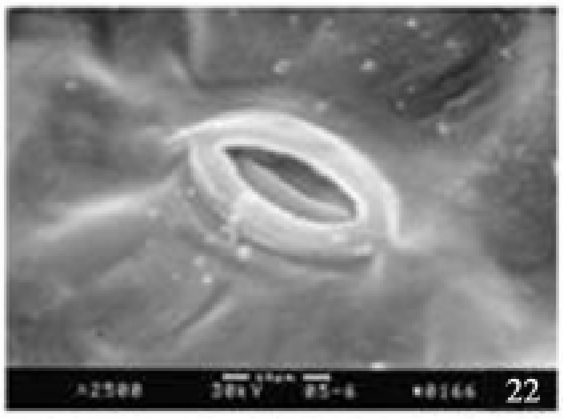

18

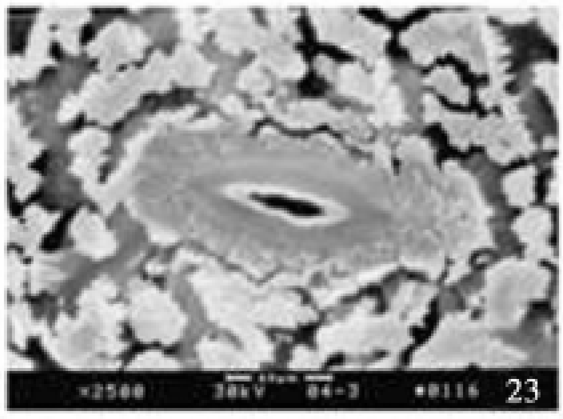
**陈家辉等：图版Ⅱ** CHEN Jia-Hui *et al*.: Plate Ⅱ

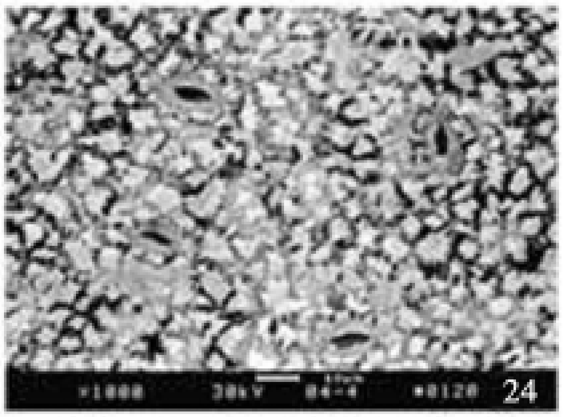

19

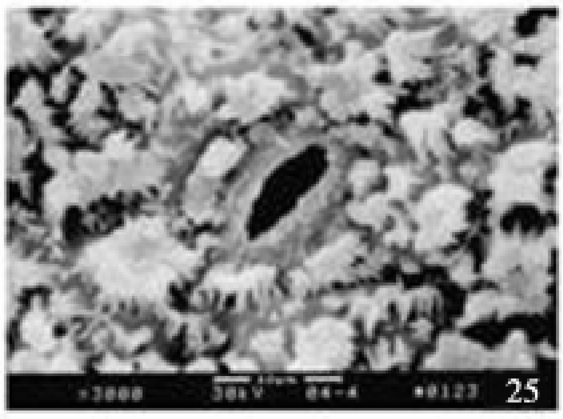

20

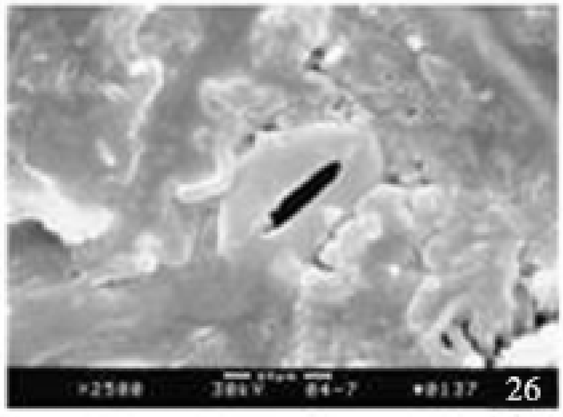

21

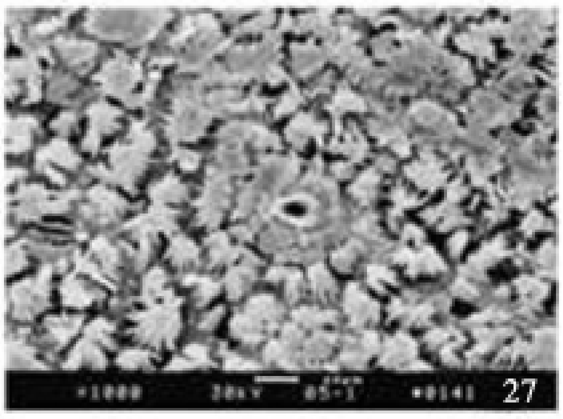

22

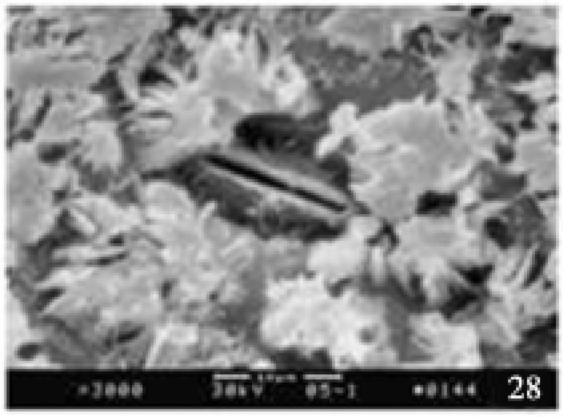

23

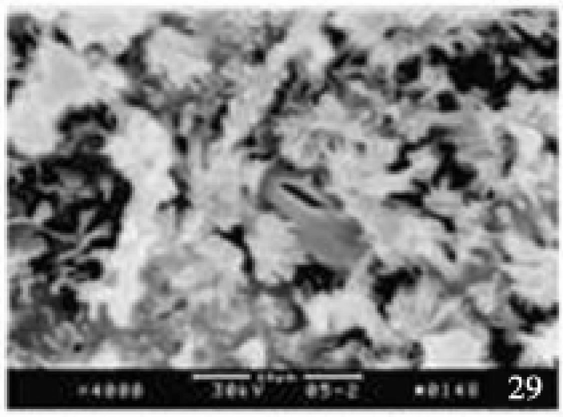

24

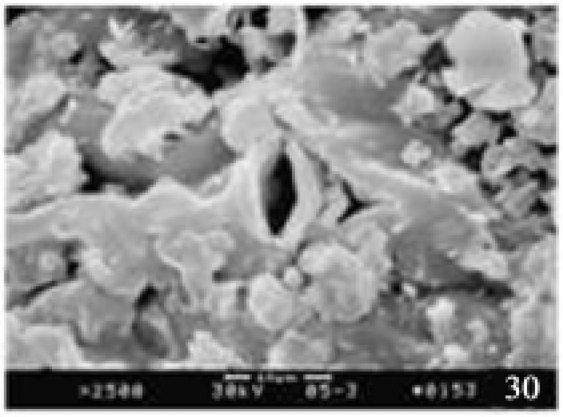

25

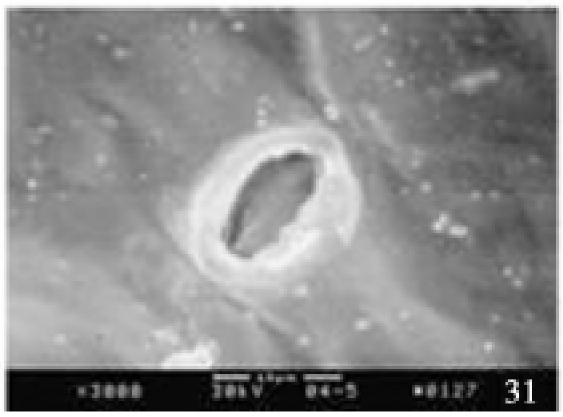

26

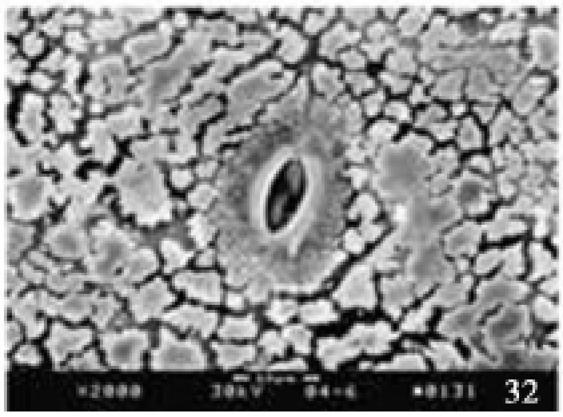

27


28


29


30


31


32